

УДК 575:591.4:599.742.4

ОДОНТОЛОГИЧЕСКАЯ АНОМАЛИЯ У АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ *NEOVISON VISON* (CARNIVORA, MUSTELIDAE) И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ЕЕ ПОЯВЛЕНИЯ

© 2013 г. П. Н. Кораблев*, М. П. Кораблев**, Н. П. Кораблев***, И. Л. Туманов****

*Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник
172513 Тверская обл., Нелидовский район, пос. Заповедный

**Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119991 Москва, Ленинский просп., 33.

*** Великолукская государственная сельскохозяйственная академия
182112 Псковская обл., Великие Луки, просп. Ленина, д. 2

**** Западный филиал ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова
199034 Санкт-Петербург, В.О. 1-я линия, д. 38

E-mail: cranlab@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.12 г.

Окончательный вариант получен 06.06.13 г.

Описывается феномен замещения у американской норки *Neovison vison* Schreber редуцированного M_2 зубом сложного строения. Аномалия отмечена на трех черепах из 574 осмотренных (0.52%) и характеризуется четкой локализацией, одинаковым строением и симметричным проявлением. Непичные моляры имеют два корня, одинаково хорошо развитые параконид, эоконид, гипоконид и менее выраженный метаконид. Рассматриваются возможные гипотезы возникновения аномалии, в том числе: нарушение развития зубного зародыша, мутация, фенотипическое проявление генов, характерных для плезиоморфных видов куньих. Обосновывается точка зрения, что причиной обсуждаемого явления может быть “пробуждение дремлющих генов” в результате дестабилизирующего отбора и гибридного дисгенеза в зоне контакта клеточных и диких американских норок.

Ключевые слова: одонтологическая аномалия, дестабилизирующий отбор, гибридный дисгенез, *Neovison vison*.

DOI: 10.7868/S0475145013060050

Настоящая работа посвящена описанию яркой одонтологической аномалии у американской норки *Neovison vison* Schreber, частота встречаемости которой составляет менее 1%. Подобные аномалии, выходящие за рамки фенетической изменчивости и статистического анализа и граничащие с тератогенным эффектом, редко становятся предметом для специального обсуждения именно в силу низкой частоты своего проявления. Вместе с тем, встречаясь в единичном экземпляре в одних местах сбора материала, они могут проявляться с определенной частотой в других частях ареала, где ранее не отмечались, что может стать точкой отсчета для появления нового признака. Изменчивость одонтологических признаков имеет особое значение. В морфология зубов давно утвердилась четкая классификация признаков, являющаяся важным таксономическим критерием. К тому же антропологами получены строго аргументированные доказательства наличия высокого уровня

генного контроля одонтологических признаков (Зубов, Халдеева, 1989). Обнаружение в полевых условиях фрагмента челюсти с крупной зубной аномалией может поставить исследователя в тупик и привести к появлению несуществующей систематической сенсации. Актуальность хотя бы краткого описания таких аномалий, отмеченных в единичном числе при работе с сериями черепов очевидна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Одонтологические аномалии на черепах американской норки были обнаружены в рамках сравнительного изучения фенофона популяций хищных млекопитающих (Кораблев, Кораблев и др., 2011). Тщательному осмотру подвергнуты черепа некоторых представителей семейства *Mustelidae* и *Canidae* из фондов Центрально-Лесного заповедника. Всего изучено 2579 черепов семи

видов, в том числе: европейская норка *Mustela lutreola* L. — 110 экз., американская норка *Neovison vison* — 574, лесной хорь *Mustela putorius* L. — 365, лесная куница *Martes martes* L. — 441, енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* Gray — 498, лисица *Vulpes vulpes* L. — 311, волк *Canis lupus* L. — 280. Материал собран преимущественно в Тверской области и частично на территориях Смоленской, Псковской, Новгородской и Ярославской областей, примыкающих к Тверской области. При регистрации неметрических вариаций краниологических признаков, в том числе отмечалась изменчивость строения зубов. Для относительной оценки степени влияния естественного отбора или направленной селекции на вариабельность пластических признаков у американской норки были рассчитаны коэффициенты вариации (Яблоков, 1966) для тринадцати размерных характеристик. Измерено 204 черепа американской норки в возрасте более 1 года, из них 52 черепа принадлежат клеточным животным из зверохозяйства “Знаменское”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для настоящей работы представляет большой интерес короткое сообщение американских исследователей, описавших редкую одонтологическую аномалию у американской норки из графства Нокс штата Теннесси (Parmalee, Vogan, 1977). Оно примечательно тем, что обнаруженные нами зубные аномалии на черепах двух американских норок из Тверской области (Кораблев и др., 2010а) были аналогичны описанной цитируемыми авторами. Дальнейший сбор и изучение материала позволили обнаружить такую же аномалию еще на одном черепе. Таким образом, из осмотренных нами 574 черепов американской норки аномальное строение M_2 отмечено на трех, что составляет 0.52%. Животные добыты в 2002–2005 годах в разных районах, расстояние между которыми около 200 км. При этом с 1985 по 2001 год включительно, то есть до обнаружения первого черепа с аномалией, в юго-западной части Тверской области нами было собрано 209 черепов с нормальным строением зубов на нижней челюсти. Кроме относительно узкого временного периода регистрации, аномалии примечательны четкой локализацией, схожестью строения и симметричным проявлением на челюстях. Все это делает актуальным не только описание данного феномена, но и обсуждение возможных причин его возникновения.

Как известно, последние моляры у американской норки сильно редуцированы, имеют по одному корню, простое строение коронки и своими размерами не превышают дистальную треть M_1 . Редукция крайних зубов на нижней челюсти является общей эволюционной тенденцией для хищных млекопитающих. Нередки случаи олиго-

донтии — врожденного отсутствия первых премоляров и последних моляров. На черепе американской норки № 3.210.1 (взрослый самец, добыт в охотничий сезон 2002–2003 гг. в Удомельском районе Тверской области) при нормальной зубной формуле последние нижние моляры замещены на зубы сложного строения, имеющие по два корня, одинаково хорошо развитые параконид, эоконид, гипоконид и менее выраженный метаконид (рис. 1, 2). Терминология приводится по номенклатуре Г. Вандербрёка и Ф. Херскофица (Vanderbroek, 1961; Hershovitz, 1979 из Зубов, Халдеева, 1989). Это важно отметить, поскольку в статье американских исследователей (Parmalee, Vogan, 1977) названия элементов коронки приводится по старой терминологии Осборна (Зубов, Халдеева, 1989), где эоконид назван протоконидом. Нетипичный зуб своими размерами лишь незначительно уступает M_1 и, поскольку сформировался на нижней челюсти нормального размера не помещается на поверхности ее тела и своим дистальным корнем располагается на челюстной ветви таким образом, что его окклюзивная (жевательная) поверхность расположена под углом примерно 45° по отношению к другим зубам. При этом мезиальный корень смещен лингвально и полностью заходит за дистальный корень M_1 .

На черепе № 3.341.1 (молодой самец, добыт в охотничий сезон 2005–2006 гг. в Оленинском районе Тверской области) аномальные зубы имели аналогичное строение с чуть менее выраженным метаконидом, чем на черепе № 3.210.1.

В целом сходная аномалия, но с еще меньше выраженным метаконидом, отмечена и на черепе № 3.1.7 (взрослая самка, добыта в ноябре 2004 года в Холмском районе Новгородской области). В данном случае при симметричных коронках зубов проявилось асимметричное строение корней (рис. 1а, 1б). Правый M_1 имеет два самостоятельных корня, в то время как у левого M_1 корни с вестибулярной стороны соединены костной перегородкой, а с лингвальной стороны имеется дополнительный корешок. Подобные вариации одонтологических признаков встречаются у хищных млекопитающих с разной частотой и использовались нами для характеристики степени и структуры фенетического разнообразия их популяций.

В зарубежной литературе нам удалось найти три сообщения о замещении нормального M_2 на увеличенные зубы сложного строения у видов рода *Mustela*, близких к американской норке. Подобная аномалия описана для ласки *Mustela nivalis* L. из Норвегии (Mazak, 1974) и Польши (Wolsan, 1983), а также лесного хоря из Нидерландов (Hoekstra, 1975). Вместе с тем, в работе, посвященной изучению изменчивости зубов у хоря из Польши, при осмотре большой выборки черепов

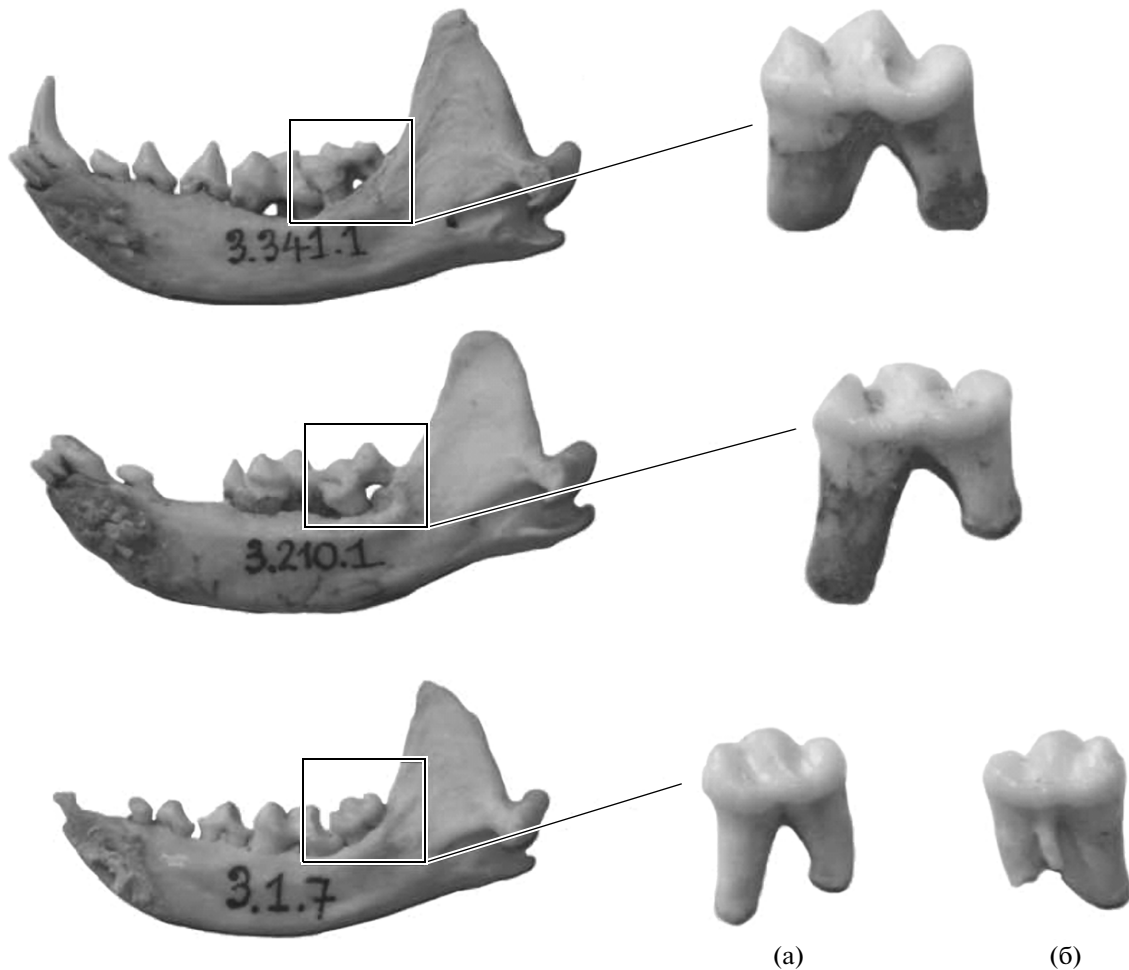


Рис. 1. Нижние челюсти и anomальные M_2 американских норок. Лингвальный вид.
а – правый M_2 , б – левый M_2 .

($n = 801$) не обнаружено anomального M_2 (Ruprecht, 1978), что подчеркивает редкость таких событий. Таким образом, осмотренные нами черепа хищных млекопитающих и литературные данные свидетельствуют, что обсуждаемая anomалия характерна исключительно для представителей семейства куньих *Mustelidae*.

Обсуждение цитируемыми авторами причин проявления anomалии позволяет констатировать, что существует разные точки зрения на природу ее возникновения. Большинство авторов придерживаются гипотезы, что сложное строение коронки и два корня у M_2 являются результатом фенотипического выражения генов, характерных для предков современных представителей семейства куньих, и лишь изредка проявляющихся у живущих разновидностей рода *Mustela* (Mazak, 1974; Wolsan, 1983). Американские исследователи (Parmalee, Bogan, 1977), не высказывая собственную позицию, приводят все точки зрения и, в том числе, ссылаются на мнение Г.Симпсона (по Mazak, 1974), который изучал череп ласки из

Норвегии и выразил мнение, что это мутация или anomалия, связанная с развитием, при которой область роста зубов в зубном ряду простиралась назад больше, чем характерно в нормальном состоянии.

В распоряжение Г. Симпсона был один череп с одонтологической anomалией и взгляд на ее природу как на онтогенетическое нарушение был столь же правомочен, как и остальные гипотезы. Однако нам известны четыре случая одинаковых anomалий на черепах американской норки, а также аналогичные anomалии на черепах ласки и хоря, которые характеризуются схожим строением, отличием от других зубов, симметричным проявлением и географической разобщенностью. Для этого нужны гораздо более серьезные предпосылки, чем просто наследственная предрасположенность к нарушению развития зубного зародыша. Подобные нарушения в виде появления дополнительных зубов в результате частичного или полного расщепления зубного зародыша (Wolsan, 1984) мы многократно наблюдали на черепах хищ-

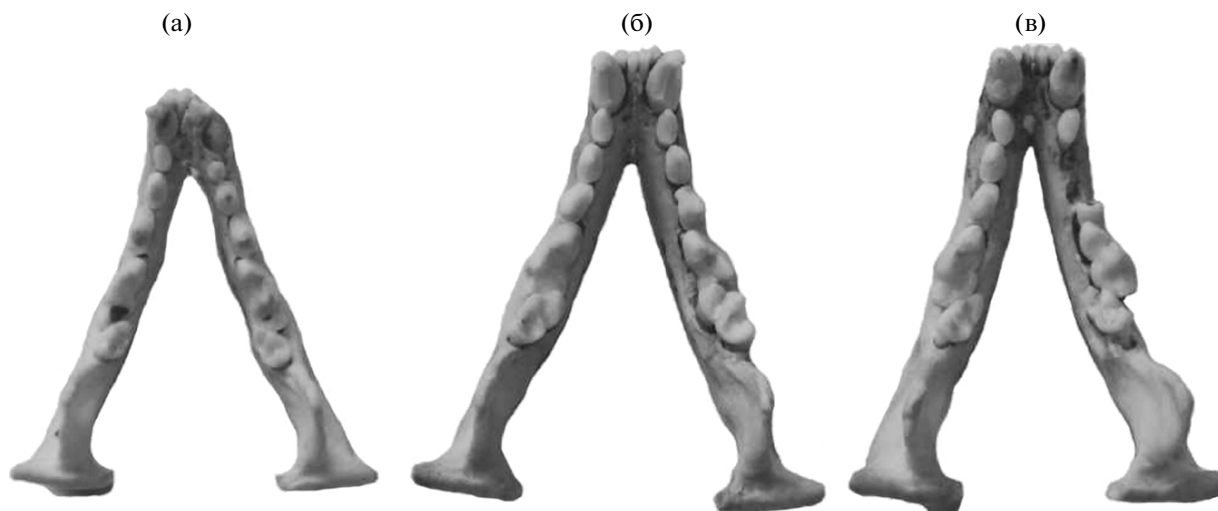


Рис. 2. Нижние челюсти американских норок с аномальными M_2 . Акклюзивный вид. а – череп № 3.1.7, б – череп № 3.341.1, в – череп № 3.210.1.

ных млекопитающих и особенно волка. Такие зубы могут появляться в любой зубной аркаде, хотя чаще отмечаются рядом с первыми премолярами на обеих челюстях или позади последних моляров на нижней челюсти. По строению они являются копиями соседних зубов и могут возникать даже вне зубного ряда или между коренными зубами перпендикулярно направлению зубного ряда. По нашим данным частота полиодонтии у волка в разных популяциях может колебаться от 1.8% до 18.8% (Кораблев, Кораблев и др., 2010б), то есть проявляется с частотой гораздо большей, чем замещение редуцированных моляров зубами сложного строения. Кроме того, асимметричное проявление полиодонтии встречается гораздо чаще, чем симметричное. Все это делает гипотезу возникновения одонтологических аномалий у американской норки, как следствие нарушения развития зубного зародыша наименее состоятельной.

Современные представления о хромосомных мутациях допускают возможность возникновения в разных частях ареала гомологичных aberrаций в популяциях млекопитающих (Воронцов, 1988). Вирусные заболевания могут способствовать резкому возрастанию частоты хромосомных мутаций (Воронцов, 1975) и здесь важно отметить, что среди клеточных и диких американских норок широко распространена хроническая вирусная инфекция алеутской болезни, в том числе в районе сбора материала (Маньяс, Сенья и др., 2002). Однако вирусная гипотеза, допуская возможность возникновения одонтологической аномалии в данной части ареала, вряд ли удовлетворительно объясняет появление сходной аномалии у разных видов и у американской норки на разных континентах.

Для понимания причин возникновения аномалии у американской норки важное значение имеют работы Д. Беляева (1972, 1977, 1979) по селекции серебристо-черных лисиц на доместикационный тип поведения. Оказалось, что связанный с селекцией стресс в короткие сроки резко повышал наследственную изменчивость и дестабилизировал системы онтогенеза. Селекцию на стрессоустойчивость Д. Беляев назвал дестабилизирующим отбором, в результате которого может происходить активация “дремлющих генов” и инактивация генов, до сих пор активно функционирующих. А. Зубов и Н. Халдеева (1989) высказали мнение, что “... это, возможно, позволило бы объяснить некоторые явления в области морфологии зубной системы человека, как бы выпадающие из общей картины редукции, но в то же время, несомненно, с ней связанные” (стр. 46). Как известно, американская норка на протяжении многих поколений (около 100 лет) подвергается искусственному разведению и селекции по величине, плодовитости и поведению. Сравнительный анализ результатов измерения черепов условно диких и клеточных норок (рис. 3) показал, что диапазон изменчивости краниометрических показателей у них различается, коэффициент вариации доместичированных норок несколько выше. В абсолютном выражении эти различия невелики, но тенденция проявляется вполне отчетливо, особенно у самок. Повышенный уровень изменчивости клеточных норок свидетельствует об определенной дестабилизации их генома. При этом надо иметь в виду, что среди так называемых диких норок присутствуют беглые норки из зверохозяйств (Бобров и др., 2008; Данилов, 2009), которые, гибридизируясь с вольно живущими, способствуют увеличению диапазона

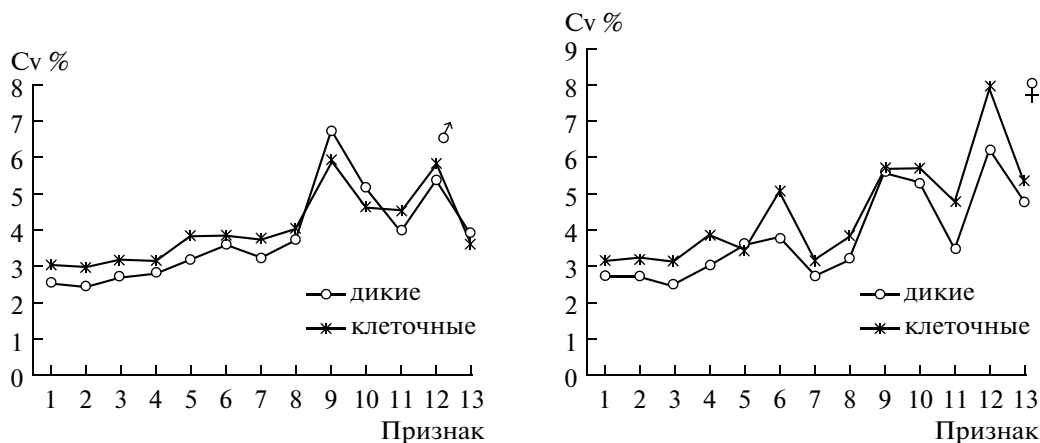


Рис. 3. Изменчивость коэффициента вариации краниологических признаков диких и клеточных норок.

изменчивости признаков последних, что ведет к нивелировке различий. Уверены, что если бы была возможность сравнить данные показатели клеточных норок с истинно дикими, то различия были бы еще убедительнее.

Версия, связывающая появление одонтологической аномалии с дестабилизирующим отбором и мобилизацией “дремлющих” генов, нам представляется наиболее логичной. Вместе с тем, на черепах осмотренных нами клеточных норок не было обнаружено никаких аномалий, что, с одной стороны, может объясняться незначительным объемом выборки и, с другой стороны, свидетельствовать о редкости таких событий и при доместикации. Необходимо иметь в виду и то, что именно зоны гибридизации отличаются повышенной морфо-генетической изменчивостью (Майр, 1974). Гибридизация domesticiрованных норок, подвергавшихся направленной селекции на протяжении многих поколений, с дикими, в какой-то степени, аналогична скрещиванию лабораторной и природной линий *Drosophila melanogaster*, в результате чего было открыто явление гибридного дисгенеза (Kidwell, 1977 по Кайданов, 1996). Несовместимость геномов, объединяемых в гибридном потомстве, может приводить к масштабным изменениям, сопоставимым с системными мутациями (Алтухов, Рычков, 1972; Назаров, 2007). Сравнительный анализ фенотипа разных выборок черепов американской норки показал, что в районе сбора материала происходит контакт двух морфологически различающихся форм зверей: более крупных потомков беглецов из зверосовхозов и относительно мелких вольно живущих норок, выпущенных в природу в 30-х годах прошлого века (М. Кораблев и др., 2012). Полагаем, что это является наиболее аргументированным объяснением того, что именно у американской норки одонтологическая анома-

лия проявляется не в единичном экземпляре, а с определенной частотой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Есть основания считать, что у морфологически близких представителей семейства куньих сохраняется потенциальная возможность проявления плезиоморфных признаков, характерных для предковых форм. Единичные случаи замещение редуцированного M_2 зубами сложного строения у ласки и лесного хоря свидетельствуют о крайней редкости этих событий в природных популяциях. Увеличение частоты проявления одонтологической аномалии у американской норки можно объяснить нарушением генетической коадаптации в результате дестабилизирующего отбора и гибридного дисгенеза. Обнаружение сходной аномалии у самцов и самки американской норки в пределах изучаемой территории позволяет допустить возможность получения потомства от ее носителей с трудно прогнозируемыми последствиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Ж. общ. биол. 1972. Т. 33. № 3. С. 281–30.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты доместикиции животных // Проблемы доместикиции животных и растений. Ред. Б.С. Матвеев. М.: Наука. 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К. К проблеме дестабилизирующего отбора // Фундаментальные исследования. Биологические науки. Ред. А.Б. Жуков. Новосибирск: Наука. 1977. С. 117–120.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикиции животных // Природа. 1979. № 1. С. 36–45.
- Воронцов Н.Н. Роль вирусов в видообразовании животных // Природа. 1975. № 4. С. 107.

- Воронцов Н.Н. Постепенное или внезапное видообразование: “или–или” или “и–и”? // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука. 1988. С. 87–103.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 1976. 356 с.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КАРНЦ РАН. 2009. 308 с.
- Зубов А.А., Халдеева Н.И. Одонтология в современной антропологии. М.: Наука. 1989. 231 с.
- Кайданов Л.З. Генетика популяций. М.: Высшая школа. 1996. 320 с.
- Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Рожнов В.В. Редкая одонтологическая аномалия у американской норки *Neovison vison* // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследовании молодых ученых. Мат. Конф. молодых сотрудников и аспирантов Ин-та проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН. М.: Тов. научных изд. КМК. 2010а. С. 169–172.
- Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н. Эколого-географические предпосылки формирования морфологического своеобразия млекопитающих в Дарвинском заповеднике // Сборник материалов I Всероссийской научно-практической заочной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых с международным участием. Чебоксары. 2010б. С. 64–65.
- Кораблев П.Н., Кораблев М.П., Кораблев Н.П. Оценка состояния популяций хищных млекопитающих в зоне влияния Калининской АЭС на основе анали-
- за их фенотипа // Экология. 2011. № 4. С. 272–279.
- Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 36–56.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Изд-во “Мир”. 1974. 460 с.
- Маньяс С., Сенья Х.К., Палазан С. и др. Идентификация парвовирусных инфекций алеутской болезни норки среди диких европейских околородных куньих // Второе рабочее совещание по европейской норке (*Mustela lutreola* L.). Нелидово. 2002. С. 61–62.
- Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционной модели. 2007. М. Изд-во ЛКИ. 519 с.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 1966. 263 с.
- Mazak V. Anomalies of the second lower molars in *Mustela nivalis nivalis* Linnaeus, 1766 (Mammalia; Mustelidae) // Nytt Mag. Zool., Univ. Oslo Mus. Contribution. 74. P. 24–29.
- Parmalee P. W., Bogan A.E. An unusual dental anomaly in a mink // J. Tenn. Acad. Sci. 1977. 52. № 53. P. 115–116.
- Ruprecht F.L. Dentiti Variations in the Common Polecat in Poland // Acta Theriologica. 1978. V. 23. № 12. P. 239–245.
- Wolsan M. Ancestral characters in the weasel *Mustela nivalis* L. (Carnivara, Mustelidae) // Ann. Zool. Fennici. 1983. 20. 47–51. P. 47–51.
- Wolsan M. The origin of Extra Teeth in Mammals // Acta Theriologica. 1984. V. 29. 10. P. 128–133.

Odontologic Anomaly in the American Mink *Neovison vison* (Carnivora, Mustelidae) and Possible Reasons for Its Appearance

P. N. Korablev^a, M. P. Korablev^b, N. P. Korablev^c, and I. L. Tumanov^d

^a Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi village, Tver oblast, 172513 Russia

^b Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii prosp. 33, Moscow, 119991 Russia

^c Velikie Luki State Agriculture Academy, Lenina prosp. 2, Velikie Luki, 182112 Russia

^d Western Branch, Zhitikov All-Russia Scientific Research Institute of Hunting and Animal Breeding, V.O., 1st Line 38, St. Petersburg, 199034 Russia

e-mail: cranlab@mail.ru

Received December 24, 2012; in final form, June 6, 2013

Abstract—The paper describes the phenomenon of substitution of the reduced M₂ with a tooth of a complex structure in the American mink *Neovison vison* Schreber. The anomaly is observed on three skulls out of the 574 examined (0.52%) and is characterized by a clear localization, identical structure, and symmetrical manifestation. Atypical molars have two roots, equally well-developed paraconid, eokonid, hypoconid, and a less pronounced metaconid. Some possible hypotheses for the anomaly that are considered include disruption in the development of the dental germ, mutation, and phenotypic expression of genes that are characteristic of plesiomorphic species of mustelids. The substantiated viewpoint is that the cause of this phenomenon may be the “awakening of dormant genes” as a result of destabilizing selection and hybrid dysgenesis in the area of contact of farm and feral American minks.

Keywords: odontologic anomaly, destabilizing selection, hybrid dysgenesis, *Neovison vison*